Caldasia 19(3): 419-430

ESTUDIO DE LA COMUNIDAD DE COLEOPTEROS COPROFAGOS (SCARABAEIDAE) EN UN REMANENTE DE BOSQUE SECO AL NORTE DEL TOLIMA, COLOMBIA

FEDERICO ESCOBAR S.

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt
A.A 8693, Bogotá, Colombia.

Resumen

Se presenta información sobre la comunidad de coleópteros coprófagos en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, caracterizado por una alta transformación del paisaje. Se realizó un muestreo en la época seca y otro en época lluviosa; en la época seca se realizaron colecciones en bosque de cerro, bosque de cañada, borde de bosque y potrero, en la época lluviosa en bosque de cañada y bosque de cerro. Se capturaron un total de 3538 individuos pertenecientes a 30 especies en 4 subfamilias. Se registraron cambios en la abundancia de las especies entre los períodos de muestreo y en la composición de especies entre zonas con cobertura boscosa y potreros. También se detectaron cambios en la estructura de los gremios, observándose un incremento de las especies de hábitos endocópridos en el borde de bosque y en potrero.

Palabras claves: Coleoptera, Scarabaeidae, Colombia, bosque seco, conservación.

Abstract

This paper presents information about the dung beetle community in altered landscapes in northern Tolima, Colombia. The studies were carried out in hill forest, creek forest, forest edge and pastures in the dry season, and in hill forest and creek forest in the rainy season. 3538 inividuals of 30 species in 4 subfamilies were captured. Changes in the species abundance between sampling periods were found. Differences in species composition between zones with forest cover and pasture were recorded, as well as changes in the guild structure, with endocoprids prevailing in pasture and edge habitats.

Key Words: Coleoptera, Scarabaeidae, Colombia, dry forest, conservation.

Introducción

La fragmentación y reducción de los bosques se reconoce como uno de los eventos más importantes en la pérdida de la biodiversidad en zonas tropicales, debido a que modifican las condiciones ambientales, el tamaño poblacional de las especies y el flujo genético de las poblaciones, produciendo cambios en la distribución de las especies, estructura y funcionamiento de las comunidades y la extinción (Saunders et al. 1991; Meffe & Carroll 1994).

Los fragmentos de bosque en paisajes de intenso uso agrícola y ganadero son desconocidos por biólogos y conservacionistas como áreas potenciales para la conservación (Viana 1993). Es posible que estos remanentes de bosque sirvan como refugio para una buena porción de la flora y fauna, albergando una muestra representativa de la biodiversi-

dad de un ecosistema que en el pasado tuvo una distribución más amplia (Viana 1993).

En la actualidad los bosques secos tropicales constituyen uno de los ecosistemas más amenazados (Janzen 1988, Murphy & Lugo 1986, Ceballos 1995). Debido a la fertilidad de sus suelos han sido punto de desarrollo de poblaciones humanas y objeto de una intensa transformación (Janzen 1988, Ceballos 1995). A la situación de conservación que atraviesan estos bosques, se suma la falta de conocimiento sobre su estructura y funcionamiento (Murphy & Lugo 1986).

En Colombia, los bosques secos ubicados en los valles interandinos prácticamente han desaparecido (Andrade 1992). En el valle del río Cauca entre 1957 y 1986 se calcula que cerca de un 68 % de estos bosques han sido reemplazados por cultivos de caña de azucar (CVC 1990). Aunque no se tienen datos para el valle del río Magdalena, en el norte del Tolima aún se conservan algunos fragmentos de bosques seco. Estudios preliminares en la zona muestran que el número de especies y composición vegetal en estos fragmentos es similar a la que presentan otros bosque secos de Centro y Sudamérica (IVAH 1996, 1997).

A nivel entomológico los bosques secos en Colombia son desconocidos. Hasta el momento no se tienen estimativos de la diversidad de insectos en estos bosques y el papel que cumplen en su dinámica. Algunos trabajos de Janzen (1980, 1983, 1987, 1988) en los bosques secos de Costa Rica muestran la importancia de los insectos en el funcionamiento de estos ecosistemas y los problemas de conservación que enfrentan.

En los trópicos los coleópteros coprófagos son uno de los grupos más importantes de insectos que utilizan los excrementos de mamíferos omnívoros y herbívoros de tamaño grande y mediano (Halffter & Halffter 1989, Gill 1991). El excremento es el principal alimento de los adultos y larvas de estos escarabajos y además es el sustrato que utilizan para ovopositar (Cambefort & Hanski 1991). Su actividad contribuye al reciclaje de nutrientes, a la dispersión de semillas y al control de posibles vectores de parásitos y enfermedades (Waterhouse 1974, Estrada & Coates-Estrada 1991, Cambefort & Hanski 1991)

A pesar de un buen conocimiento a nivel taxonómico e historia natural de los escarabajos estercoleros (Halffter & Matthews 1966, Howden & Young 1981, Cambefort 1991), pocos trabajos documentan de manera cuantitativa la estructura de las comunidades de este grupo de coleópteros en bosques tropicales.

Este trabajo presenta información sobre la estructura de la comunidad de escarabajos estercoleros en un remanente de bosque seco al norte del departamento del Tolima y discute algunas de las implicaciones para su conservación.

Materiales y Métodos

ÁREA DE ESTUDIO Y CARACTERIZACIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO: El estudio se desarrolló en la parte norte del departamento del Tolima entre las coordenadas geográficas 4° 15'-5° 10' Norte y 74° 45'-74° 50' Oeste, a una altura de 250 m de elevación sobre la margen izquierda del río Magdalena, a 130 Km de la ciudad de Ibagué en jurisdicción de los municipios de Honda, Armero - Guayabal y Piedras (Figura 1).

La zona presenta una precipitación media anual de 1387 mm y temperaturas de 28°C, con dos períodos de sequía bien marcados, uno durante los meses de diciembre–marzo y otro entre junio–agosto (datos Granja Experimental de la Universidad del Tolima).

El paisaje es un mosáico de hábitats compuesto de potreros y zonas de regeneración natural. Los remanentes de bosque se localiza sobre cerros aislados con alturas cercanas a los 400 m de elevación que corren paralelos al río Magdalena.

Los remanentes de bosque se caracterizan por presentar un dosel que varía entre los 8 y los 20 m de altura, con dos estratos bien definidos. Del estrato arbóreo son típicas *Bursera simaruba, Bulnesia carrapo, Astronium groveolens, Tabeuia rosea, Triplaris americana, Pseudobombax* sp. y *Aspidosperma*

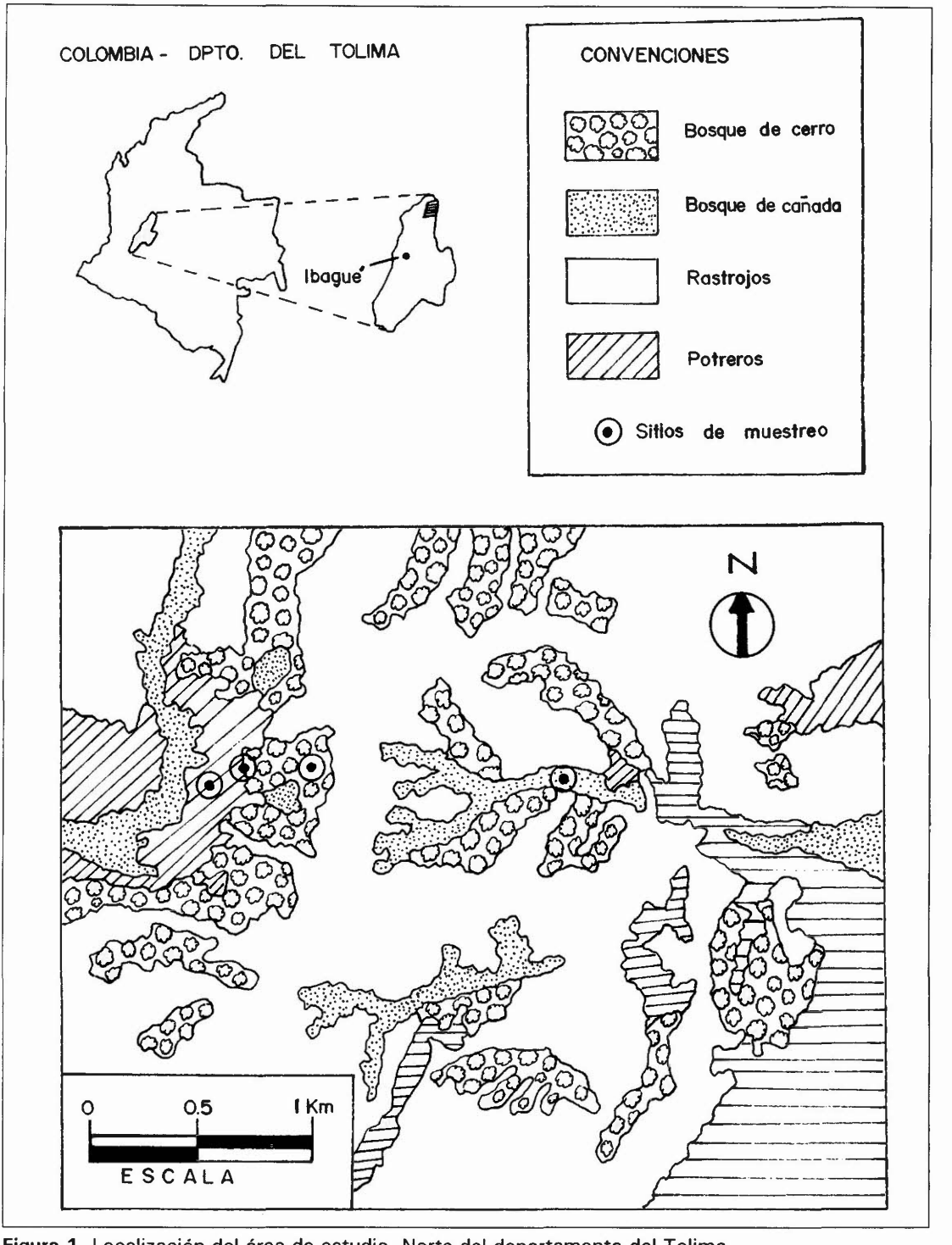

Figura 1. Localización del área de estudio. Norte del departamento del Tolima.

sp. El arbustivo está formado por especies como *Malpighia glabra, Capparis eustachiana, Capparis frondosa y Croton* sp. y por árboles juveniles de *Machaerium capote y Trichilia* sp.

Para los muestreos se escogieron cuatro hábitats: bosque de cerro, localizado sobre una colina baja; bosque de cañada, en la hondonada formada por el lecho de la quebrada Golconda; borde de bosque, en la zona de transición de bosque con potrero y el cual es usado por el ganado como sombra y fuente de alimento; y potrero, dominado por pastos con árboles aislados y dispersos, y donde se presenta un intensa actividad del ganado.

MUESTREO Y ANÁLISIS DE LOS DATOS: Los muestreos se realizaron en dos épocas, el primero durante el mes de noviembre de 1995, al inicio del período seco y el segundo en el mes de abril de 1996 durante la época lluviosa.

En la época seca se muestrearon: bosque de cañada, bosque de cerro, borde de bosque y potrero. En cada hábitat se colocó un transecto con cinco trampas de caída separadas 30 m entre sí; las trampas fueron cebadas con 25 ml de excremento humano por espacio de 48 horas (Escobar 1994).

En la época lluviosa se hicieron colecciones en bosque de cerro y bosque de cañada, de manera similar a las realizados durante la época seca.

Para las dos épocas, los muestreos fueron complementados con la revisión manual de troncos en descomposición, excremento de animales domésticos y otros vertebrados y por medio de la captura de individuos posados en la vegetación.

Curvas logarítmicas de abundancia fueron realizadas para comparar los componentes de la diversidad en cada uno de los hábitats. La similitud en la composición de especies fue estimada mediante el indice de Sorenson (Magurran 1988). Para la comparación de los gremios de acuerdo a la utilización del excremento se tuvo en cuenta la clasificación propuesta por Cambefort y Hanski (1991).

Resultados

Se capturó un total de 3538 individuos pertenecientes a 30 especies y 14 géneros de cuatro subfamilias (Tabla 1). De estas 22 especies son de la subfamilia Scarabaeinae, 4 de Aphodiinae, 2 de Hybosorinae y 2 de Geotrupinae. Los géneros mejor representados son *Canthon* con 9 especies y *Onthophagus* con 4 especies. *Canthon aequinoctialis, C.* ca. *meridionalis, Dichotomius problematicus, D. belus, Onthophagus landoti, O. marginicollis y Coilodes* sp. representan el 73.5% del total de individuos capturados.

Con base en la información obtenida durante el muestreo en la estación seca (noviembre de 1995), el mayor número de especies se registró en bosque de cerro y borde de bosque con 20 y 18 especies respectivamente. El número de individuos capturados se comportó de manera similar, registrándose el menor número de individuos en bosque de cañada y potrero. La mayor equitabilidad se presenta en bosque de cerro y borde de bosque, en comparación con bosque de cañada y potrero, en donde se presenta dominancia de unas pocas especies como *Dichotomius belus, Onthophagus marginicollis* y *Ateuchus* sp. (Figura 2).

Los valores del índice de Sorenson muestran una alta similitud en la composición de especies cuando se compara bosque de cerro y bosque de cañada con borde de bosque, al igual que entre borde de bosque y potrero (Tabla 2). Los valores más bajos se presentaron al comparar potrero con bosque de cerro y bosque de cañada.

Las especies del género *Canthon* están ausentes en potrero, al igual que *Malagoniella astyanax, Phanaeus hermes, Canthidium* cf.*moestum* y *Uroxys* sp. Las especies de la subfamilia Aphodiinae se encontraron en borde de bosque y en potrero. Especies como *Dichotomius belus, Dichotomius problematicus, Eurysternus plebejus, Onthophagus landolti* y *Onthophagus lebasi* fueron coleccionadas en los cuatro hábitats.

Las especies de hábitos rodadores estaban bien representadas en bosque de cerro, bosque de cañada y borde de bosque, desapareciendo en zonas de po-

Tabla 1. Lista de las especies de escarabajos coprófagos encontradas en bosque seco al norte el Tolima.

Género / especies	No. de individuos	Hábito	Sustrato de captura
1. Scarabaeinae			
Canthon aequinoctialis	436	R	Eh
Canthon ca. *meridionalis*	364	R	Eh
Canthon juvencus	69	R	Eh
Canthon subhyalinus	68	R	Eh - Ez
Canthon cyanellus sallaei	10	R	Eh
Canthon cf. *morsei*	40	R	Eh
Canthon curvodilatatus	10	R	Eh
Canthon lituratus	47	R	Eh - Ez
Canthon sp.	99	R	Eh
Malagoniella astyanax	8	R	Eh
Deltochilum acropyge	7	R	Diplopodos
Dichotomius belus	191	C	Eh - Ev
Dichotomius problematicus	288	C	Eh - Ev
Eurysternus plebejus	31	E	Eh - Ev
Phanaeus hermes	10	C	Eh
Canthidium cf. *moestum*	45	R	Eh - Diplopodos
Onthophagus marginicollis	154	R	Eh - Ev
Onthophagus landolti	171	R	Eh - Ev
Onthophagus lebasi	40	R	Eh - Ev
Onthophagus sp.	2	R	Eh
Ateuchus sp.	141	R	Eh - Ev
Uroxys sp.	176	R	Eh - Ez
2. Aphodiinae			
Xenoheptaulacus triscostatus	52	E	Eh - Ev
Saprosites sp.	1	E	Ev
Aphodius sp. 1	3	E	Eh - Ev
Aphodius sp. 2	73	E	Eh - Ev
3. Hybosorinae			
Anaides sp.	1	?	Eh
Coilodes sp.	999	?	Eh
4. Geotrupinae			
Bolbapium caesum	1	?	fuente de luz
Neoathyreus sp.	1	?	fuente de luz
Total	3538		

C = Cavador; R = Rodador; E = Endocóprido; Eh = Excremento humano; Ev = Excremento de vaca; Ez = Excremento de zorro (*Cerdocyon thous*).

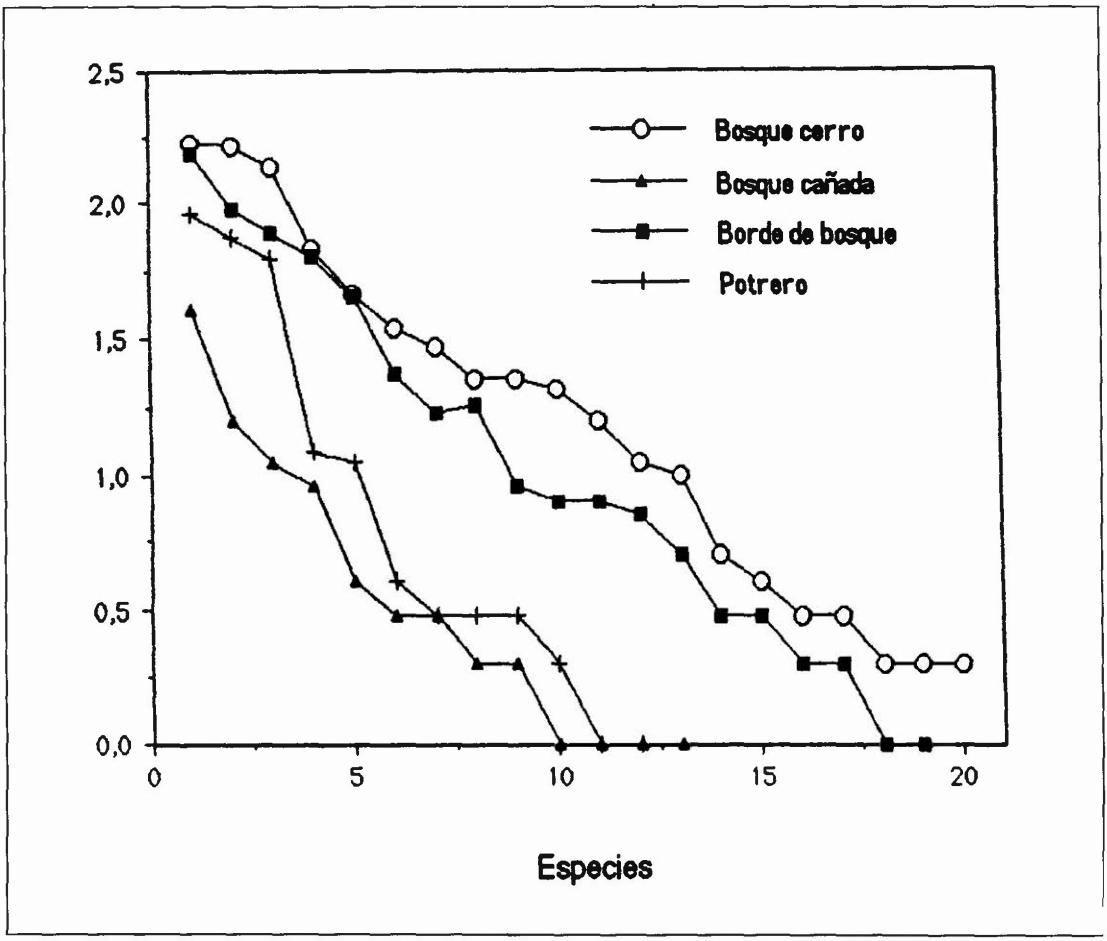

Figura 2. Curvas de dominancia - diversidad de las especies de Scarabaeinae en los cuatro hábitats muestreados.

trero; en cambio las especies de hábitos endocópridos, presentaron una mayor riqueza en el borde de bosque y potrero. El número de especies cavadoras no varió entre los hábitats (Figura 3).

La riqueza de especies en bosque de cerro y cañada fue menor en la época lluviosa (16 especies), con respecto a la época seca (20 especies), pero el número total de individuos capturados se incrementó en más del 50% durante el período de lluvias (Tabla 3). Durante esta época el 53% de los individuos son de *Coilodes* sp. (Hybosorinae). Por otro lado, para las dos épocas, el bosque de cañada presentó un menor número de especies y número de individuos capturados con respecto al bosque de cerro.

La composición de especies varió entre épocas de muestreo. Para la época lluviosa *Canthon lituratus, C. curvodilatatus, Phanaeus hermes, Onthophagus lebasi, Ateuchus* sp. y *Uroxys* sp. desaparecieron. En la mayoría de las especies se notó un incremento en la abundancia, como es el caso de *Canthon aequinoctialis, C. subhyalinus, C. morsei, C.* sp., *Dichotomius problematicus y D. belus.*

Todas las especies del género *Canthon* fueron capturadas en excremento humano, al igual que *Mala-*

Tabla 2. Valores del índice de Sorenson expresados en porcentaje para los cuatro hábitats muestreados durante la época seca (noviembre de 1995).

Hábitat	Bosque de cerro	Bosque de cañada	Borde de bosque	Potrero
Bosque cerro	—	73	73	43
Bosque cañada		—	71	40
Borde de bosque			—	73
Potrero				—

goniella astyanax y Phanaeus hermes. Tres especies, *Canthon subhyalinus, Canthon lituratus y Uroxys* sp. fueron coleccionadas en excremento de zorro (*Cerdocyon thous*). El resto de las especies se capturaron en excremento de humano y de vaca. *Deltochilum acropyge* se encontró asociada a cadáveres de Diplopoda (Myriapoda).

Discusión

De las cuatro subfamilias registradas en este estudio, los Scarabaeinae representan el 73.3% del total de especies capturadas. Comparativamente esta subfamilia ha sido una de las mejor estudiadas en Colombia. Los datos sobre el número de especies y distribución de Aphodiinae, Hybosorinae y Geotrupinae en nuestro país aún es fragmentario (Escobar & Medina 1996). Es por esto que la discusión se centrará principalmente en la subfamilia Scarabaeinae.

A nivel específico los Scarabaeinae del norte del Tolima representan el 8.4% de las especies registradas para el país (261 especies; Escobar et al., en prensa). Al comparar la riqueza de especies obtenida en este estudio con otros realizados en el Neotrópico, se observa que ésta presenta valores similares (Tabla 4). Al parecer estos relictos de bosque seco albergan una porción importante de la fauna de coleópteros coprófagos de los bosques secos localizados en el valle del río Magdalena.

En la actualidad el paisaje al norte del Tolima es un mosáico de hábitats en donde se conservan manchas de bosque en diferentes estados de conservación. Al comparar los hábitats con cobertura boscosa con las zonas abiertas de uso ganadero, se observan cambios en la comunidad de escarabajos estercoleros, manifestados en una reducción en el número de especies y en cambios en su composición. En potrero un buen número de especies de Scarabaeinae de hábitos rodadores desaparecen, siendo reemplazadas por especies de la familia Aphodiinae, resultados similares han sido encontrados en bosques de montaña (Escobar 1994, Amat et al. 1997).

La sensibilidad de los coleópteros coprófagos, en especial de los Scarabaeinae a los cambios de hábitat, se debe a la baja capacidad de dispersión de la mayoría de las especies, al requerimiento de grandes extensiones de bosque para el mantenimiento de sus poblaciones y a la especialización en su dieta, basada principalmente en excremento de mamíferos (Dale et al. 1995, Halffter & Halffter 1989).

En el área de estudio las especies del género *Canthon, Deltochilum acropyge, Malagoniella astyanax y Phanaeus hermes* están restringidas a sitios con cobertura boscosa. Es posible que al desaparecer estos remanentes de bosque, estas especies desaparezcan con ellos. Otro factor importante que incrementa la vulnerabilidad de las especies es la especialización de la dieta como en el caso de *Deltochilum acropyge.*

La desecación del excremento causada por la alta insolación en zonas abiertas y bordes inhabilita este recurso como alimento para los Scarabaienae

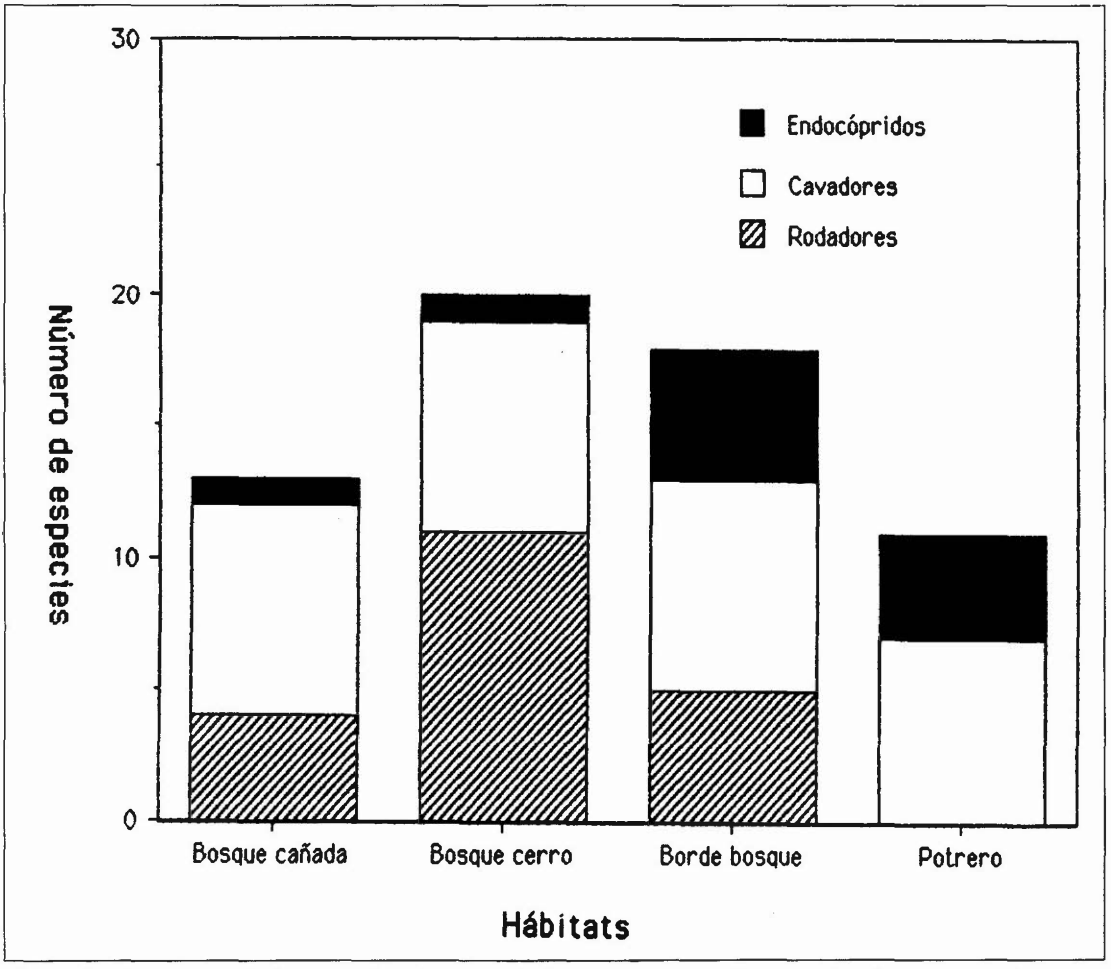

Figura 3. Estructura de los gremios de escarabajos estercoleros de acuerdo al comportamiento de relocalización del excremento en los cuatro hábitats muestreados durante la época seca (noviembre de 1995).

(Klein 1989, Halffter & Hallfter 1989), en especial para las especies que habitan el interior de los bosques. Fincher (1973) demuestra que la desecación es un factor importante de mortalidad de las larvas en el suelo en este grupo de insectos.

Las diferencias encontradas en el número de especies e individuos capturados entre bosque de cañada y bosque de cerro pueden deberse a que los primeros están sujetos a continuas modificaciones por la inundación de las quebradas a lo largo del año, impidiendo el establecimiento de nidos en el suelo, en donde estos insectos pasan gran parte de su ciclo de vida (Cambefort & Hanski 1991). Algunos trabajos registran cambios en los ensamblajes de especies de Scarabaeinae determinados por el tipo de suelo (Nealis 1977, Lumaret & Kirk 1987, Doube 1991).

Un resultado interesante de este estudio es la alta riqueza de especies de coleópteros coprófagos encontrada en borde de bosque; este hábitat alberga especies tanto de interior de bosque como de potrero. Con base en este resultado y teniendo en

Tabla 3. Comparación de la riqueza de especies y número de capturas de coleópteros coprófagos para las dos épocas de muestreo (seca y lluviosa) en bosque de cerro y bosque de cañada. Datos obtenidos de las especies capturadas en excremento humano.

Especies	Epoca seca		Epoca lluviosa	
	Bosque Cerro	Bosque Cañada	Bosque Cerro	Bosque Cañada
Canthon aequinoctialis	137	41	182	68
Canthon ca. *meridionalis*	170	1	183	10
Canthon juvencus	30	3	22	5
Canthon subhyalinus		2	56	7
Canthon morsei	3		32	5
Canthon lituratus	47			
Canthon curvodilatatus	10			
Canthon cyanellus sallaei	2		8	
Canthon sp.	3	1	77	6
Malagoniella astyanax	2		1	
Phanaeus hermes	4	4		
Eurysternus plebejus	16	1		1
Canthidium cf. moestum	21	2	22	
Dichotomius belus	23	11	52	14
Dichotomius problematicus	35	16	78	22
Onthophagus marginicollis	23			
Onthophagus lebasi	11	3		
Onthophagus landoti	68	1	17	4
Onthophagus sp.			1	
Ateuchus sp.	5	2		
Uroxys sp.	164	9		
Anaides sp.			1	
Coilodes sp.			985	14
Total especies	19	14	15	11
Total individuos	776	95	1717	156

Tabla 4. Número de géneros y especies de la subfamilia Scarabaeinae registradas en seis localidades en el Neotrópico.

Localidad	Altura (m)	Precipitación (mm)	No. de géneros/especies
Palenque (Ecuador)[1]	200-250	3000	11 / 31
Chiapas (México)[2]	500	?	12 / 27
Leticia (Colombia)[3]	100	3000	15 / 60
Neguanje (Colombia)[4]	250	1500	8 / 18
Los Colorados (Colombia)[4]	220	1500	13 / 21
Tumado (Colombia)[5]	50	4000	11 / 21
Norte Tolima (Colombia)	400	1500	10 / 22

Tomado de: 1. Peck & Forsyth (1982); 2. Halffter et al. (1992); 3. Howden & Nealis (1975); 4. IAVH 1997; 5. Escobar & Valderrama (1995).

cuenta la alta transformación del paisaje de la zona, se puede afirmar que la conservación de estos remanentes de bosque, incluyendo rastrojos y bordes de bosque, permite la permanencia de un buen número de especies de este grupo de insectos. Un patrón similar fue encontrado en los bosques secos de la región caribe de Colombia, en donde se encontraron 32 especies de Scarabaeinae, la gran mayoría asociadas a remanentes de bosque circundados por extensas áreas de potrero y cultivos (IAVH 1997).

Lo anterior se contradice con los resultados obtenidos por Halffter et al. (1992) en la región de Palenque, Mexico, en donde se presenta un reducción considerable de la riqueza y la abundancia de las especies de Scarabaeinae en borde de bosque. Estas diferencias pueden estar relacionadas con la ausencia de ganado en las zonas abiertas adyacentes a los sitios de muestreo, como ocurre en Palenque, así como por el tiempo de apertura de las áreas de pastoreo.

En uno de los pocos trabajos con coleópteros coprófagos en bosque seco, Janzen (1983) registra cambios en la abundancia de las especies de Scarabaeinae entre la estación seca y lluviosa en Costa Rica. Estos resultados son similares a los obtenidos en el norte del Tolima. Al parecer, la severidad de la estación seca limita la actividad de estos escarabajos al impedir la construcción de galerías en el suelo debido a la dureza y compactación del mismo (Janzen 1983).

Otro factor importante, que podría explicar los cambios en abundancia de las especies de escarabajos coprófagos, son los cambios en la calidad del excremento, debido a los fuertes variaciones estacionales de algunos recursos utilizados por mamíferos en bosque seco como follaje, néctar, frutas y polen a lo largo del año. Janzen (1983) indica que las especies de Scarabaeinae tienen preferencias por ciertos tipos de excremento, según la época del año. Al parecer, esto podría estar correlacionado con la época reproductiva de los Scarabaeinae (Edwards 1991).

Para muchas especies de insectos los parches de bosque circundados por una matriz de potreros, cultivos y rastrojos, como los que se presentan al norte del Tolima, pueden ser suficientes para el mantenimiento de una alta diversidad de escarabajos coprófagos.

Agradecimientos

Este trabajo hace parte del proyecto de bosque seco del Grupo de Exploración y Monitoreo Ambiental

(GEMA), del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. El autor agradece a Fernando Fernández por insistir en la publicación de estos resultados, a Mauricio Alvarez por suministrar los datos del mes de Abril de 1996 y a Martha Lucía Baena, Giselle Didier, Mauricio Alvarez y Fernando Fernández por la lectura y sugerencias al manuscrito.

Literatura citada

AMAT, G., A. LOPERA & S. AMÉZQUITA. 1997. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relictos del bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. Caldasia 19: 191-204.

ANDRADE, I. G. 1992. Biodiversidad y conservación. En: *Biodiversidad, conservación y uso de recursos naturales,* no. 7: Cerec - Fescol. Editorial Presencia, Bogotá.

CAMBEFORT, Y. 1991. Biogeography and evolution. Cap. 4, Págs. 51- 69 *En:* I. Hanski & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology.* Princeton University Press, Princeton, NJ.

CAMBEFORT, Y., & I. HANSKI. 1991. Dung beetle population biology. Cap. 2, págs. 5-22 *En:* I. Hanski & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology.* Princeton Press, Princeton, NJ.

CEBALLOS, G. 1995. Conserving neotropical biodiversity: the role of the dry forest western Mexico. Conservation Biology 9: 1349-1356.

C.V.C. 1990. Evaluación de los parches de bosque seco y humedales en el valle del río Cauca. Informe Inédito.

DALE, V., H. OFFERMAN, R. FROHN & R. GARDNER. 1995. Landscape characterization and biodiversity research. En: T.J.B. Boyle & B. Boontawee (eds.) *Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forest.* Center for International Forestry Research, Bagor, Indonesia.

DOUBE, B. M. 1991. Dung beetles of southern Africa. Cap. 8, págs. 133-155 *En:* I. Hanski & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology.* Princeton University Press, Princeton, NJ.

EDWARDS, P. B. 1991. Seasonal variation in the dung of african grazing mammals and consequences for coprophagous insects. Functional Ecology 5: 617-628.

ESCOBAR, F. 1994. Excremento, coprófagos y deforestación en bosques de montaña al suroccidente de Colombia. Tesis de pregrado, Universidad del Valle Cali, Colombia.

ESCOBAR, F., & C. VALDERRAMA. 1995. Comparación de la biodiversidad de artrópodos de bosque a traves del gradiente altitudinal Tumaco - Volcán de Chiles (Nariño); Evaluación del efecto de la deforestación. Financiera Eléctrica Nacional (FEN), Fundación FES, Fundación McArthur. Informe final.

ESCOBAR, F., & C. A. MEDINA. 1996. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de Colombia: estado actual de su conocimiento. *En:* G. Amat, G. Andrade & F. Fernández (Eds.) *Insectos de Colombia.* Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

ESCOBAR, F., C. MEDINA, A. LOPERA & S. AMÉZQUITA. En imprenta. Diversidad y distribución de los coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. C. Deloya (ed.). Instituto de Ecología, Veracruz, Mexico.

ESTRADA, A., & R. COATES-ESTRADA. 1991. Howler monkey (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Journal Tropical Ecology 7: 475-490.

FINCHER, G. T. 1973. Nidification and reproduction of *Phanaeus* spp. in three textural classes of soil (Coleoptera: Scarabaeidae). Coleopterist Bulletin 27: 33-37.

GILL, B.D. 1991. Dung beetles in tropical american forests. Cap. 12, págs. 211-230 *En:* I. Hanski & Y. Cambefort (eds.) *Dung Beetle Ecology.* Princeton University Press, Princeton, NJ.

HALFFTER, G., & E. G. MATTHEWS. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). Folia Entomológica Mexicana 12-14: 1-312.

HALFFTER, G., & V. HALFFTER. 1989. Behavioral evolution of the non-rolling roller beetles (Co-

leoptera: Scarabaeidae). Acta Zoológica Mexicana (ns) no. 32: 1-53.

HALFFTER, G., M. E. FAVILA, & V. HALFFTER. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in mexican tropical rain forests and derived ecosystems. Folia Entomológica Mexicana 84: 131-156.

HOWDEN, H. F. & V. NEALIS. 1975. Effects of the clearing in a tropical rain forest on the composition of coprophagous scarab beetles fauna (Coleoptera). Biotropica 7: 77-83.

HOWDEN, H. F., & O. P. YOUNG. 1981. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution and habits (Coleoptera: Scarabaeidae). Contributions of the American Entomological Intitute 18: 1-204.

INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN EN RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT. 1996. Exploración ecológica a los fragmentos de bosque seco en el valle del río Magdalena (norte del departamento del Tolima). Informe GEMA-01.

INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN EN RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT. 1997. Caracterización ecológica de cuatro de remanentes de bosque seco de la región Caribe. Informe GEMA-03.

JANZEN, D. H. 1980. Specificity of seed - attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. Journal of Ecology 68: 929-952.

JANZEN, D. H. 1983. Seasonal changes in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rica deciduous forest and adjacent horse pastures. Oikos 33: 274-283.

JANZEN D. H. 1987 Insect diversity of a Costa Rican dry forest: Why keep it, and how? Biological Journal of the Linnaean Society 30: 343-356.

JANZEN, D.H. 1988. Managament of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 105-116.

KLEIN, B. C. 1989 Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central amazonia. Ecology 70: 1715-1725.

LUMARET, J. P., & A. KIRK. 1987. Ecology of dung beetles in the french mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeidae). Acta Zoológica Mexicana (ns) 24: 1-55.

MEFFE, G. K & C. R. CARROLL. 1994. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

MAGURRAN, A. 1988. Ecological diversity and its Measurement. Princeton University Press, Princeton, NJ.

MURPHY, P.G. & A. E. LUGO. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-68.

NEALIS, V. G. 1977. Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Canadian Journal of Zoology 5: 138-147.

PECK, B. S., & A. FORSYTH. 1982. Composition, structure and comparative behavior in guild of ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Canadian Journal Zoology 60: 1624-1634.

SAUNDERS, D. .A., R. J. HOBBS, & C. R. MARGULES. 1990. Biological consequences of ecosystem fragmentation. Conservation Biology 5: 18-32.

VIANA, V. M. 1993 Conservaçao de biodiversidade de fragmentos de florestas tropicais em paisagens de Forestas Tropicais em Paisagens Intensivamente Cultivadas. *en:* G. A. B. da Fonseca, M. Schimink, L.P.S. Pinto & F. Brito (eds.), *Abordagens Interdisciplinares para a Conservaçao da Biodiversidade e Dinamica do Uso da Terra do Novo Mundo.* Anais da Conferencia Internacional "On Common Ground: Interdisciplinary Apporoaches to Biodiversity Conservation and Land Use Dynamics in the New World", Belo Horizonte, Brasil, Dic. 1993, Conservation International, Univ. Fed. de Minas Gerais & Univ. of Florida.

WATERHOUSE, D. F., 1974. The ecological control of dung. *en:* T. Eisner & E. O. Wilson (eds.). *The Insects.* W. H. Freeman and Company, San Francisco, California.